

Опыт актуалистической реконструкции становления фаун и сообществ прямокрылых (Orthoptera) внетропической Азии

М.Г. Сергеев

An experience of actualistic reconstruction of history of Orthoptera faunas and assemblages in extratropical Asia

M.G. Sergeev

Новосибирский государственный университет, Кафедра общей биологии и экологии, 630090 и Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения РАН, 630091; Новосибирск, Россия (Novosibirsk State University, Department of General Biology and Ecology, 630090 and Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 630091; Novosibirsk, Russia); e-mail: mgs@fen.nsu.ru

Резюме. Обсуждаются проблемы реконструкции неоген–антропогенного этапа фауногенеза и филоценогенеза прямокрылых внетропической Азии. Описываются принципы актуалистической реконструкции истории биоты. Выделяются основные этапы становления фаун и сообществ Orthoptera следующих подобластей Палеарктики, представленных в пределах данной территории: Арктической, Евросибирской, Маньчжурской, Скифской и Сахаро-Гобийской.

Ключевые слова. прямокрылые, фауна, фауногенез, сообщество, внетропическая Азия, актуализм

Abstract. Problems of historical reconstructions of orthopteran faunas and assemblages are discussed for extratropical Asia. Some principles of actualistic reconstructions for history of biotas are described. Main stages of a genesis are evaluated for faunas and assemblages of Orthoptera in the following subregions of the Palaearctic Region: Arctic, Eurosiberian, Manchurian, Scythian, and Saharan-Gobian.

Kew words. Orthoptera, fauna, faunogenesis, assemblage, extratropical Asia, actualism

Введение

Реконструкция фауногенеза на уровне отдельных таксонов является одной из основных и популярнейших тем биогеографических исследований. Она позволяет не только понять специфику каждого региона, но и оценить исторические корни как отдельных таксонов, так и собственно фаун, в частности в аспекте размещения центров разнообразия и очагов эндемизма. В свою очередь выяснение ретроспективы формирует базу для долговременных прогнозов развития фаун и сообществ в связи с прогнозируемыми изменениями окружающей среды.

Попытки реконструкции фауногенеза одной из важнейших групп насекомых, а именно прямокрылых, для внетропической Евразии предпринимались неоднократно (Uvarov, 1929, 1938, 1953; Бей-Биенко, 1948, 1950, 1953; Правдин, Мищенко, 1980 и др.). Причины этого понятны – регион характеризуется, с одной стороны, довольно высоким разнообразием Orthoptera, а с другой, их заметной ролью в естественных и антропогенных ландшафтах, особенно травянистых.

Одним из первопроходцев в данном направлении был Л.Л. Мищенко. Еще в тридцатые годы он использовал гипотезу Вегенера о дрейфе континентов для объяснения своеобразного расселения саранчовых рода *Sphingonotus* Fieb. (Mistshenko, 1936). В более поздних работах,

несмотря на их очевидную таксономическую направленность, Мищенко нередко обсуждал те или иные аспекты исторического становления разных групп прямокрылых. Так, в известной монографии, посвященной саранчовым подсемейства Catantopinae (Мищенко, 1952a), Лев Леонидович не только охарактеризовал их распространение, но и привел оценки возможного возраста появления как таксона в целом, так и ряда отдельных триб и родов. Кроме того, им были выделены автохтонные элементы фауны Палеарктики, отмечена вероятная роль так называемой ангарской фауны (в частности применительно к трибе Melanoplina), а также значимость орогенезов и оледенений. В статье с описаниями новых таксонов кузнечиков Мищенко (1952b) подчеркивал явственное влияние средиземноморских элементов на фауну Таджикистана. Интерес к фауногенетическим проблемам он сохранял и в семидесятые–восьмидесятые годы. Например, в ревизии рода *Eclipophleps* Serg. Tarb. (Мищенко, 1973) подчеркнуто, что Палеарктика является современным очагом развития как этого рода, так и всей трибы Hupertheriini.

Очевидно, что подавляющее большинство подобных реконструкций, особенно созданных в первой половине XX века, соответствовало тогдашним представлениям как о систематике и распространении прямокрылых, так и о палеогеографических событиях. В некоторых случаях использовались весьма схематичные идеи о родственных отношениях ряда групп. Так, один из родов североамериканских саранчовых (*Dracotettix* Bruner) на основе габитуального сходства считался представителем подсемейства Pamphaginae, и на основании этого обсуждались давние (восходящие к эпохе существования Лавразии) зоогеографические связи между Северной Америкой и Старым Светом (Uvarov, 1937b). В действительности этот своеобразный род принадлежит совершенно другой группе, ранее включавшейся в состав подсемейства Catantopinae (Rehn, 1938), а сейчас обычно рассматриваемой в качестве самостоятельного подсемейства или даже семейства (Romaleidae), типичного в первую очередь для Северной и Южной Америки.

Понятно, что такие реконструкции связаны с рядом сложностей. Наиболее существенная из них – недостаточность палеонтологических материалов по прямокрылым четвертичного периода, а в значительной степени – и кайнозоя вообще (Uvarov, 1953; Шаров, 1968; Историческое развитие..., 1980). Это заставляет опираться на принцип актуализма и, соответственно, использовать данные по характеру современного распределения прямокрылых по природным регионам и ландшафтам и интерпретировать их в связи с палеогеографическими паттернами (Синицын, 1980; Агаханянц, 1981; Зубаков, Борзенкова, 1983; Ясаманов, 1985; Свиточ, 1987 и др.). Очевидно, что такой подход позволяет очертить лишь главные этапы и направления фауногенеза и филоценогенеза. Более точная картина может быть получена лишь на основе соответствующих палеобиологических материалов или для очень удобного модельного региона (например, островов). К сожалению, применимость эколого-исторических маркеров (особенно такой классической их группы, как трофические предпочтения) для прямокрылых крайне ограничена.

Задача настоящей публикации – продемонстрировать возможности актуалистического подхода к реконструкции основных трендов фауно- и филоценогенеза прямокрылых насекомых внутротропической Азии (за исключением ее юго-западных частей, обычно относимых к территории Средиземноморья или примыкающих к ней). При этом современное распределение фаун, популяционных группировок и сообществ Orthoptera в пределах внутротропической Азии должно быть сопоставлено с картиной развития географической среды и биоты, по крайней мере, на протяжении неогена и четвертичного периода. Существенно, что на протяжении не только антропогена, но и плиоцена в умеренных широтах Евразии происходили значительные смещения зонально-ландшафтных границ (Зубаков, Борзенкова, 1983; Monserud et al., 1993), поэтому речь в основном может идти лишь о реконструкции фаун и сообществ (в системе сукцессионных серий), близких к современным типологически. Такие фауны и соответствующие им сообщества могли в разные периоды занимать различные территории, и их границы могли существенно сдвигаться. Частично подобные изменения восстанавливаются даже для голоцена (Гаджиев, 1981; Глобальные изменения..., 2008), несмотря на то, что обычно принимается сравнительная стабильность условий этого времени, по крайней мере, для районов, лежащих южнее таежной зоны (Марков и др., 1981).

Принципы актуалистической реконструкции истории фаун прямокрылых

Для обоснования долговременных прогнозов принципиально реконструировать основные этапы и эколого-географические обстоятельства становления фаун как совокупностей видов, т. е. фактически воссоздать события голоцена и того временного промежутка, который непосредственно предшествует ему. Реконструкция на основе таксонов более высокого ранга либо жизненных форм, отражающих в широком плане положение каждого таксона в системе экологических ниш, хотя и позволяет углубиться в пласты времени, но не дает возможности установить весьма существенные для нас переломные моменты в близкие к нам периоды. Более того, в ряде случаев такой подход, особенно без учета современных палеонтологических и палеобиологических данных, может привести к некорректным заключениям.

Так, в свое время Уваров (Uvarov, 1929, 1938, 1953; см. также Правдин, Мищенко, 1980) в один фауногенетический комплекс относил прямокрылых, имеющих близких родичей по обе стороны Атлантического океана. Однако степень этого родства колеблется от принадлежности к одной трибе до группы близких видов, поэтому такое объединение вряд ли оправданно, особенно без учета зонально-ландшафтного положения ареалов. Можно встретить и реконструкции, базирующиеся на комбинации противоречивых тектонических парадигм (мобилизма и фиксизма) (Правдин, Мищенко, 1980). В результате, например, без учета характера растительного покрова и возможных миграций прямокрылых формулируется предположение о появлении саранчовых семейства (или подсемейства) Pamphagidae в юрском периоде. Это существенно снижает достоверность подобных реконструкций (Еськов, 1984; Сергеев, 1986).

С учетом сказанного выше я считаю целесообразным при попытках восстановления этапов и путей фауногенеза в условиях недостаточности палеобиологических данных опираться в первую очередь на соотношение формы видового ареала и типа распределения внутри него популяционных группировок. По мнению ряда авторов (Сушкин, 1925; Афанасьев, 1960; Панфилов, 1960; Емельянов, 1974; Красилов, 1977; Сооре, 1977; Шварц, 1980 и др.), это дает представление о типе ландшафта, в котором вид предположительно сформировался, так как можно принимать его относительную экологическую, физиологическую и морфологическую стабильность. Хотя часто развиваются представления, что временная смена видов была, по сути дела, континуальной (Заренков, 1988), тем не менее, есть основания полагать, что появление нового вида – это всегда качественный скачок. Фактически именно временную определенность вида отражает представление о его “хронареале” (Жилин, 1984).

В общем можно считать, что современное географическое распространение и зонально-ландшафтное распределение видов отражает в первую очередь плиоцен-плейстоценовый этап их эволюции. Именно в то время формировались современные зонально-ландшафтные подразделения Евразии (Герасимов, 1951; Лавренко, 1951; Сеницын, 1962, 1980; Зубаков, Борзенкова, 1983; Глобальные изменения..., 2008 и др.) и, вероятно, появилось большинство современных видов насекомых, в том числе прямокрылых (Шаров, 1968; Жерихин, 1978; Историческое развитие..., 1980).

Для групп видов, связанных единством происхождения и экологии, Штегман (1936) предложил термин “тип фауны”. Критерием, который используется для объединения видов в один такой тип, является сходство их ареалов, не выходящих за пределы той или иной природной зоны (Штегман, 1936, 1950; Uvarov, 1937a). Однако при этом вне исследования оказываются многие виды, распространенные более широко. Для решения этой проблемы предложено выявлять внутри ареала так называемые очаги формообразования (Бартенев, 1938; Lattin, 1967; Варга, 1976; Varga, 1977), но и этот критерий трудно применим, поскольку используются в подавляющем большинстве случаев недостаточно разработанные уровни таксономии.

Иной подход обосновали Никольский (1947, 1951), Бей-Биенко (1950) и Куренцов (1965, 1974). Эти исследователи обратили внимание на необходимость использования закономерностей распределения видов по ландшафтам. Развивая эту идею, Кучерук (1959) выделил несколько критериев, по которым возможно объединение видов в такие комплексы: (1) строгая ограни-

ченность ареала какой-либо природной зоной; (2) обычность и многочисленность в зональных биогеоценозах, т. е. наличие оптимумов ареалов в одной и той же природной зоне. Сходный термин – “флористический комплекс” – есть в ботанической географии (Попов, 1963). Группы видов со сходным происхождением предлагается также объединять в так называемые стволы (stocks), генетические элементы, фауногенетические элементы, элементы флоры и фауны, фаунулы и т. п. (Сушкин, 1925; Uvarov, 1938; Алехин и др., 1961; Толмачев, 1974; Правдин, Мищенко, 1980 и др.).

Для прямокрылых Палеарктики Уваров (Uvarov, 1929, 1938) выделил группы родов с единым происхождением (по его терминологии – стволы). Позже Токгаев (1975), Правдин и Мищенко (1980) несколько изменили и уточнили объем групп Уварова по отношению к прямокрылым Средней Азии. Поскольку в основу этих построений положены роды, то, как можно предполагать, время становления таких групп – палеоген и начало неогена (Историческое развитие..., 1980), что подтверждается описанием из миоцена Европы возможных представителей родов *Platycleis* Fieb., *Oedipoda* Latr., *Bryodemata* Fieb. (Zeuner, 1941, 1942 и др.).

Фактически во всех этих работах недостаточно ясно описаны критерии отнесения какого-либо таксона к той или иной группе с общим генезисом, поэтому, например, род *Eremippus* Uv. Уваров (Uvarov, 1938) рассматривал как общепустынный, а Правдин и Мищенко (1980) – как среднеазиатский автохтонный. Вместе с тем вполне вероятно, что каждый таксон на разных этапах своего филогенеза мог быть связан сперва с одним очагом, а затем – с совершенно иным (или иными). Еще один наглядный пример – так называемый атлантический элемент (Uvarov, 1938), ситуация с которым уже была охарактеризована выше.

Бей-Биенко (1948, 1950, 1953) обобщил данные по географическому распространению и экологическому распределению видов прямокрылых СССР, что позволило в большинстве случаев объединить их в группы с возможным общим ландшафтно-географическим происхождением. Несомненно, что систему, предложенную Бей-Биенко, в целом можно интерпретировать как относящуюся к плиоцен-плейстоценовому этапу эволюции прямокрылых. Следует отметить, что в середине XX в. еще не было достаточно большого количества данных по зонально-ландшафтному распределению этих насекомых, тогда как к настоящему времени их накоплено много, по крайней мере для азиатской части Азии. Это позволяет существенно уточнить и сделать более подробной схему (статьи сказать, незаконченную), предложенную Бей-Биенко (см. таблицу ниже).

В один **фауногенетический комплекс**, т. е. группу видов с предполагаемым общим происхождением, целесообразно объединять представителей Orthoptera, у которых оптимальные части ареалов приходятся на одну природную зону или подзону (Сергеев, 1984б, 1986). Современное географическое распространение прямокрылых по меридиональным секторам, а в некоторой степени и секторальное положение частей их популяционных систем, позволяет разделить виды, тяготеющие к одной зоне, на несколько комплексов. Для тех форм, в основном редких, у которых внутреннее строение ареалов подробно не изучено, возможно использование литературных данных, описывающих тяготение видов к тем или иным зонам и ландшафтам. При этом резонно полагать, что близкородственные виды, как правило, проявляют сходные эколого-эволюционные тенденции (Вальтер, 1982). Естественно, классифицировать удастся не всех. К числу таковых относятся в основном формы, либо заходящие на рассматриваемую территорию лишь небольшой частью ареала, либо малоизученные.

В связи с уже упоминавшейся бедностью палеонтологических материалов наиболее приемлемый путь реконструкции истории фаун прямокрылых – сопоставление с данными палеоботаники и палеогеографии (Герасимов, 1951; Лавренко, 1951; Синицын, 1962, 1980; Исаков и др., 1980; Агаханянц, 1981; Глобальные изменения..., 2008 и др.). Результаты сопоставления могут быть проверены: во-первых, по некоторым палеонтологическим данным (Zeuner, 1934, 1939 и др.); во-вторых, по характеру дизъюнкций ареалов ряда таксонов, например родов *Podismopsis* Zub. (Ramme, 1951), *Melanoplus* Stål (Мищенко, 1952а), *Miramella* Dov.-Zap. (Galvagni, 1986) и пр.; в-третьих, по таксономическому составу выделяемых фауногенетических комплексов. При этом, однако, нужно помнить, что видовой состав некоторых комплексов (особенно связанных с территориями, лежащими за пределами внетропической Азии) на исследованной территории недостаточно представлен. Кроме того, в будущем, очевидно, придется разделить ряд

комплексов в связи с появлением новых данных по сопредельным регионам. Естественно, при реконструкции необходимо учитывать и экоморфологический характер таксонов, который также позволяет оценить условия, в которых они формировались (см. Стебаев и др., 1984а, б; Казакова, 1988). Для значительного числа сибирских и казахстанских саранчовых возможно также использование трофических (Пшеницына, 1987) и этологических характеристик (Соболев, Омельченко, 1981).

Соотношение фауногенетических комплексов и типов фаун прямокрылых внетропической Азии

Ствол	Фауногенетический комплекс	Тип фауны (по Бей-Биенко)	Цикл
Гумидный	Неморальный приамурский	Лугово-лесной восточноазиатский	Первичногумидный
	Неморальный островной		
	Сихотэалиньский горный		
	Лесной восточнопалеарктический	Лугово-лесной сибирский	
	Неморальный западнопалеарктический	Лугово-лесной европейский	
	Лесостепной западнопалеарктический		
	Лесостепной восточнопалеарктический	Мезофильный европейско-сибирский	
	Дунбэйский		
	Степной центральноазиатский		
Степной западноазиатский	Мезофильный средиземноморский		
Тропический	Палеосубтропический	Остаточный тропический и субтропический как пантропического, так и африканского и индийского происхождения	Первичноаридный
	Палеотропический		
	Долинный сахаро-туранский		
Аридный	Полупустынный центральноазиатский	Ангарский пустынный	
	Пустынный центральноазиатский		
	Полупустынный западноазиатский	Древнепустынный Южного полушария, Древнесредиземноморский, Каменистый, Песчаный	
	Северопустынный западноазиатский		
	Южнопустынный западноазиатский		
	Сероземнопустынный западноазиатский		
Деште-кевирский			

Примечания. Палеосубтропический комплекс и, видимо, долинный комплекс аридных регионов следует относить к стволу, связанному с тропическими и субтропическими лесами и саваннами. В таблицу не включены фауногенетические комплексы, не имеющие по тем или иным причинам аналогов среди типов фауны по Бей-Биенко, в частности почти все горные (среднеазиатские, тибетские, гималайские и т. п.).

Проблема реконструкции истории сообществ (филоценогенеза) заслуживает отдельного обсуждения (Чернов, 1984а). Если для некоторых других групп живых существ, в том числе ряда семейств и отрядов насекомых, палеонтологические данные позволяют в определенной степени заглянуть в прошлое, по крайней мере в пределах четвертичного периода (Сооре, 1977; Паавер, 1979; Медведев, 1979 и др.), то для прямокрылых это сегодня затруднительно. Вот почему об их исчезнувших сообществах мы можем судить, главным образом, на основе актуалистических представлений, в частности по приуроченности тех или иных их типов к различным зонально-ландшафтным выделам. В этой ситуации попытки реконструкции истории какого-либо конкретного сообщества практически бессмысленны. Также почти невозможно и восстановление эволюционной смены группировок в какой-нибудь конкретной географической точке. Фактически речь может идти лишь о попытках воссоздания истории основных их типов. В связи с этим можно

определить следующие минимальные условия для вероятного формирования того или иного типа сообществ (Чернов, 1984а): (а) должны быть сформированы соответствующие зонально-ландшафтные выделы; (б) необходимо существование видов, из которых эти сообщества сложены. Существенно, что в этом плане можно обсуждать лишь достаточно немногочисленные основные (почти исключительно зональные) типы сообществ, входящих в соответствующие сукцессионные системы. Именно они были фактически выделены Уваровым (Uvarov, 1938; также Правдин, Мищенко, 1980) в качестве так называемых “экологических фаун” (экофаун). К сожалению, в существующих публикациях лишь обозначены их основные корни.

Основные вероятные этапы становления фаун и сообществ

Очевидно, фауногенез и филоценогенез — сложные многоэтапные процессы, связанные друг с другом и приводящие в конце концов к современной картине распределения таксонов и их сообществ. При актуалистических реконструкциях важно выявление автохтонного ядра (или ядер) каждой фауны (Камелин, 1990) и определение периода его возможного становления. Последняя задача может быть решена на основе сопоставления характера этого ядра (биогеографического, экоморфологического и аутоэкологического) с палеогеографическими данными. Отметим, что фактически автохтонным ядрам в современной обстановке соответствуют фауногенетические комплексы, объединяющие, как уже отмечалось выше, не только эндемиков и субэндемиков, но и виды, связанные по вероятному происхождению с ландшафтами того или иного региона. Существенно вычленение тех временных промежутков, когда в состав рассматриваемой фауны могли войти представители иных фауногенетических комплексов, а также определение путей, по которым такое проникновение могло происходить. Необходима и оценка времени возможного формирования сообществ современных ландшафтных типов.

Всего для прямокрылых рассматриваемой территории удастся выделить не менее 36 подобных комплексов. Они в значительной степени соответствуют совокупностям, выделенным Бей-Биенко, однако их названия в большинстве случаев целесообразно заменить на более определенные с эколого-географической точки зрения (см. таблицу выше). Для внутритропической Азии можно представить себе, по крайней мере, три основных направления (или ствола, по образному выражению Уварова) их развития: аридный, гумидный и внутреннеазиатский горный. Первые два почти полностью соответствуют так называемым циклам фауны у Бей-Биенко (1948) — первично-аридному и первично-гумидному. От этих стволов на протяжении кайнозоя отходили различные ветви, которые сами могли расщепляться на более мелкие веточки. Современные фауногенетические комплексы, т. е. группы видов с совпадающими оптимумами ареалов, можно представить себе как концы этих ветвей. Естественно, какие-то из них в прошлом могли исчезать за счет как элиминации видов, так и путем интеграции в другие комплексы.

Арктическая фаунистическая подобласть характеризуется очень бедным видовым составом прямокрылых (Сергеев, 1986; Sergeev, 1992, 1993). Так как все найденные здесь виды заходят сюда лишь краями ареалов, а эндемики (за исключением единственного подвида) в пределах Евразии отсутствуют, можно предполагать голоценовый возраст этого региона. Фактически голоцен — это время, когда зоны тундры и лесотундры заняли современное географическое положение (Марков и др., 1981). Предпосылки для образования таксонов и сообществ, присущих именно тундровым ландшафтам, существовали раньше, по крайней мере на протяжении плейстоцена (Чернов, 1984б). Для прямокрылых тем не менее это, очевидно, не имело большого значения в связи с их общей термофильностью. Нельзя не подчеркнуть, что в отличие от многих других групп беспозвоночных (Чернов, 1984б) значительная часть местных прямокрылых принадлежит к видам, свойственным зональным (и более того — климаксным и субклимаксным) ландшафтам более южных зон. В этом плане интересно, что видовой состав прямокрылых в горных тундрах существенно иной. Более того, здесь есть виды, которые, судя по ландшафтному распределению, связаны в основном как раз с горно-тундровыми ландшафтами (*Prumna polaris* Mir., *Podismopsis gelida* Mir., *Eclipophleps* spp.).

Евросибирская подобласть начала формироваться, по-видимому, в конце плиоцена в связи с образованием тайги в результате элиминации теплолюбивых растений из тургайской флоры (Лавренко, 1951; Криштофович, 1955; Сочава, 1980).

Формирование фауногенетических комплексов Евросибирской подобласти. Автохтонное ядро (лесной восточно-палеарктический комплекс) этой подобласти невелико и приурочено к ее восточной, притихоокеанской части, которая меньше всего затрагивалась оледенением. Здесь важен непосредственный контакт с Палеархеарктикой, к которой тяготеют многие представители этого ядра, в частности принадлежащие к трибам Gomphocerini и Chrysoschraontini. Подобные виды приурочены главным образом к лугам и опушкам (Сергеев, 1984б, 1986), а их распространение ограничено преимущественно бассейном Лены и Приохотьем, но, кроме того, есть и эндемики Сахалина и Курил. Необходимо также отметить присутствие монотипного рода *Paracyphoderris* Storozhenko из реликтового семейства Prophalangopsidae, ныне представленного немногими формами в Индии, Юго-Западном Китае и Северной Америке (Шаров, 1968; Жерихин, 1978; Morris, Gwynne, 1978; Gorochoy, 2001 и др.). В связи с тем, что все известные места находок этого рода расположены у границы с Маньчжурской подобластью, можно предполагать, что в действительности это – остаток древней неморальной фауны.

Особенности возможного развития фаун и сообществ. Основной фон в фауне данной подобласти образуют широко распространенные прямокрылые, тяготеющие к лесостепной и степной зонам. Их расселение, вероятно, шло в течение плейстоцена по так называемым перигляциальным степям и лесостепям (Лавренко, 1981). Видимо, тогда же *Melanoplus frigidus* (Boh.) через Берингийский мост с его криоксеротермной растительностью (Юрцев, 1981) проник на Аляску (Мищенко, 1952а). Некоторые из таких видов и ныне играют важную роль в своеобразных реликтовых степях Якутии (Берман, Мордкович, 1979). Эндемичные и субэндемичные для подобласти виды, вероятно, тоже использовали для широкого расселения по северо-востоку Евразии перигляциальные ландшафты. Не случайно сейчас некоторые из них тяготеют к горно-тундровым стациям таежной зоны. Отметим, что в плейстоцене (но в межледниковья) и в климатическом оптимуме голоцена, возможно, шло расселение некоторых неморальных видов (Dubatolov, Kosterin, 2000), например *Prumna primnoa* (F.-W.). Они могли использовать для этого луга южной тайги, занимавшие тогда большие площади (Марков и др., 1981). Показательно, что подобные виды в горах юга Сибири, по нашим данным, действительно часто встречаются на таежных полянах и опушках.

Так как фактически все основные типы сообществ подобласти состоят главным образом из широко распространенных в Палеарктике видов, то можно предполагать, что они сформировались не ранее плейстоцена. В ближайшем будущем можно ожидать повышения роли в сообществах и расселения по антропогенным ландшафтам широко распространенных видов, тяготеющих к степям и лесостепям. При этом они могут использовать как злаковую растительность [*Chorthippus albomarginatus* (De Geer)], так и обнаженные участки почвы [*Glyptobothrus biguttulus* (L.) и *Omocestus haemorrhoidalis* (Charp.)].

Маньчжурская (Палеархеарктическая) подобласть. К началу неогена в пределах севера Евразии существовали условия, благоприятные для формирования таксонов, связанных с гумидным стволом. Они были свойственны преимущественно областям, занятым тургайскими листопадными лесами (Криштофович, 1955) с преобладанием листопадных широколиственных пород. Современные данные позволяют считать, что эти леса были относительно однородны по экоморфологическому облику, тогда как состав видов и родов древесных и кустарниковых пород значительно различался в разных частях континента. Вероятно, этот регион был тогда разделен не менее чем на три части: западную, центральную и восточную (Жилин, 1984). Примечательно, что еще Сушкин (1925) подчеркивал большую древность именно секторных границ.

Формирование фауногенетических комплексов Маньчжурской подобласти. Прямокрылые, принадлежащие к гумидному стволу, в основном приспособлены к жизни на широких листьях растений, стволах и ветвях деревьев и кустарников (Стебаев и др., 1984а, б; Сергеев, 1984б, 1986; Пшеницына, 1987; Казакова, 1988). Многие из них представляют трибы и подсемейства, тяготеющие преимущественно к тропическим регионам (Ducetiini, Elimaeini, Atractomorhini и

др.). В меньшей степени прямокрылые, которых ныне можно отнести к гумидному стволу, были связаны с вечнозелеными лесами субтропического облика, примыкающими к тургайским с юга.

С начала миоцена большая часть севера и северо-востока Евразии была занята хвойно-широколиственными лесами, что определяло возможность широкого расселения предковых для данного ствола форм, но в связи с похолоданием и иссушением климата, начавшемся во второй половине этого периода (Будыко, 1982; Зубаков, Борзенкова, 1983; Ясаманов, 1985; Крестов и др., 2009), вероятно, сокращалось разнообразие прямокрылых. В то же время их значительная часть, по-видимому, переходила к обитанию на травах, широко распространившихся к тому времени по Евразии (Проханов, 1965). Особенно это относится к гербиколам (*Melanoplini*, предки рода *Podismopsis* Zub. и близких современных родов) и граммиколам (*Gomphocerini*). Собственно широколиственные листопадные, а также вечнозеленые субтропические леса с их богатой фауной на протяжении миоцена существовали в основном на востоке Азии, хотя на территории Северо-Восточного Китая уже были представлены своеобразные лесостепи (Wang, 1984). На юге же Сибири и в Казахстане массивы лесов сохранялись в основном в речных долинах (Жилин, 1984).

В плиоцене в результате дальнейшего похолодания, а также континентализации климата и поднятия внутриазиатских горных систем, судя по всему, закончилось разделение гумидного ствола на западную и восточную ветви, начавшееся, по всей вероятности, еще в середине миоцена (Жилин, 1984). Отметим, что его западная (европейская) ветвь явно пострадала в периоды наступления ледников в плейстоцене. От нее в горах юга Европы сохранились лишь горные эндемики из родов *Parnassiana* Zeun., *Cophopodisma* Dov.-Zap., *Odontopodisma* Dov.-Zap., *Italopodisma* Hagz и др. (Uvarov, 1928; La Greca, Messina, 1979). Сходные процессы, по-видимому, происходили в Северной Америке (Chopard, 1928). Вероятно, в плейстоцене началось обособление неморальных таксонов, в том числе связанных с периодической изоляцией Японских и Курильских островов, а также Сахалина. Таковы роды *Parapodisma* Mistsh. (*Melanoplini*), *Tettigoniopsis* Yamasaki, *Nipponomeconema* Yamasaki (Meconematinae) и др.

К концу плиоцена на фоне общего повышения разнообразия зонально-ландшафтных условий Евразии происходило формирование новых ветвей гумидного ствола, в основном уже соответствующих современным фауногенетическим комплексам прямокрылых. По мнению Матюшкина (1982), это время начала распада когда-то единой лесной палеарктической фауны. Вместе с тем, как уже отмечалось выше, судя по палеоботаническим данным (Жилин, 1984), этот процесс начался еще в миоцене. Тем не менее, очевидно, именно конец плиоцена знаменует почти окончательное расчленение общелесной фауны на современные комплексы. В частности, формирование сихотэалиньского комплекса, очень близкого к приамурскому, видимо, стало результатом поднятия Сихотэ-Алиня на границе плиоцена и плейстоцена (Вдовин, 1976).

Особенности возможного развития фаун и сообществ. Фактически к концу плиоцена Палеархеарктика приобретает очертания, близкие к современным, хотя во время оледенений ее северная граница смещалась на юг (Свиточ, 1987; Крестов и др., 2009). Очевидно, в тот период формировались разнообразные сообщества прямокрылых современного типа, в которых ныне доминируют виды, принадлежащие к фаунистическому ядру подобласти (различные *Melanoplini*, *Chrysochraontini*, *Oxyini* и др.). В четвертичном периоде, видимо, происходило сокращение ареалов и обеднение северной части Палеархеарктической фауны. Возможно, именно в период наступления ледников в пределы подобласти внедрился бореальный *Melanoplus frigidus*. По реконструируемому для бассейна Амура холодным степям (Свиточ, 1987) сюда могли проникать прямокрылые, тяготеющие к степной и лесостепной зонам. Подчеркнем, что сейчас они образуют сообщества самого севера подобласти. В южную часть бассейна Уссури и Приморье они, как правило, заходят по азональным стациям, а также придерживаются участков, находящихся на начальных стадиях сукцессий.

Неясно время появления в Палеархеарктике форм, принадлежащих к таксонам, исторически связанным с аридными регионами (*Sphingonotini* – *Sphingonotus mongolicus* Sauss., *Pamphaginae* – *Haplotropis brunneriana* Sauss.). Отметим, что ксеротермные периоды для этого региона не выявлены (Свиточ, 1987). Вместе с тем известно, что в отложениях олигоцена пыльца некоторых пустынных растений (эфедры, селитрянки) найдена в комплексе с пыльцой лиственных деревьев (Li X. et al., 1984). Вероятно, такие виды могли существовать в азональных стациях, в

частности прибрежных (Li X. et al., 1984). Так как упомянутые выше прямокрылые обычно также обнаруживаются в азональных стадиях, можно предполагать давность их вхождения в местную фауну. Интересно, что сейчас некоторые из них (*S. mongolicus*) образуют сообщества начальных этапов сукцессий некоторых типов (Сочава, 1980). В связи с прогнозируемыми изменениями природных условий можно предполагать, что виды неморальных фауногенетических комплексов и сложенные на их основе сообщества будут постоянно сужать области своего распространения. Численность их будет сокращаться. Особенно это относится к представителям трибы *Melanoplini*. Кроме того, на территорию подобласти с запада и юго-запада могут расселяться степные и лесостепные виды. Они способны широко использовать поля, пастбища и придорожные полосы (Попова, Сергеев, 1983). В горах важным каналом распространения могут оказываться и выбитые скотом горные склоны (Сергеев, 1978, 1982).

Скифская подобласть. Появление степной зоны в Евразии датируется поздним миоценом. Предполагается, что ее травянистая растительность напоминала современные прерии (Синицын, 1962). Можно думать, что степи сформировались в процессе нарастающей континентализации климата в основном из флоры тургайских листопадных лесов (Лавренко, 1951, 1954; Криштофович, 1955; Синицын, 1980; Агаханянц, 1981). Важным фактором было появление первых снежных, хотя и недолгих зим (Пидопличко, 1950). Более того, по мнению Гольберта (1987), климатические условия с хорошо выраженным зимним периодом сформировались в Северной Азии еще в конце палеогена.

Формирование фауногенетических комплексов Скифской подобласти. Таксономический состав и характер адаптаций современных прямокрылых, представляющих степные ветви, демонстрирует их родство с гумидным стволом. Однако для подавляющего большинства из них характерны сравнительно высокая засухоустойчивость и приспособленность к травяному покрову со значительным участием злаков (Стебаев и др., 1984а, б; Пшеницына, 1987; Казакова, 1988). Показательно преобладание в современных степях видов трибы *Gomphocerini*, вероятно, связанной по возникновению именно с гумидным стволом. Однако, очевидно, что степные ветви прямокрылых испытали влияние аридного ствола (Бей-Биенко, 1950). Соответственно, можно предполагать, что в позднем миоцене со становлением зональных ландшафтов по южной окраине обширной лесной области тогдашней внетропической Евразии началось обособление степных ветвей, которые, возможно, изначально были разнородными.

В плиоцене уже появились условия для обособления не менее четырех степных ветвей: европейской, западноазиатской, центральноазиатской и дунбэйской. Они определялись как поднятием гор юга Сибири, так и дальнейшей континентализацией климата. В связи с орогенезом выделился и алтайский горный комплекс, современные виды которого близки либо к европейско-западноазиатским гербиколам (*Isophya altaica* В.-Bien.) и степным граминиколам (*Stenobothrus newskii* Zub.), либо входят в трибу *Hypernephini*, в основном распространенную в горах Центральной Азии. Отметим, что в результате установления в плиоцене сухого летнего сезона в Средиземноморье (Зубаков, Борзенкова, 1983) в западную часть Скифской подобласти могли проникнуть представители триб *Platycleidini* и *Stenodecticini*, видимо, сложившихся на юго-западе Палеарктики (Kaltenbach, 1971). В конце плиоцена вместе со становлением лесостепной зоны (Свиточ, 1987) лесостепные ветви, видимо, отделились от соответствующих неморальных и степных. Восточнопалеарктическая ветвь ныне включает виды, в основном приспособленные к сравнительно разреженному растительному покрову сухостепного типа, а представители триб *Melanoplini*, *Gomphocerini* и *Chrysochraontini* свидетельствуют о ее близости к неморальным комплексам. Вместе с тем присутствие видов родов *Haplotropis* Sauss. и *Sphingonotus* Fieb., принадлежащих к надродовым таксонам, характерным для пустынных регионов, демонстрирует и влияние аридных ветвей. Виды западнопалеарктической ветви приспособлены главным образом к более густой злаковой растительности и относятся преимущественно к трибе *Gomphocerini*.

Особенности возможного развития фаун и сообществ. В конце плиоцена уже существовали условия для формирования почти всех сообществ современного типа. Существенно, что, свойственные этим сообществам прямокрылые, как правило, господствуют на всех этапах различных сукцессий. В четвертичном периоде, особенно во время оледенений, в горные системы Скифской подобласти могли проникнуть виды лесного комплекса. Таковы, например, *Prumna*

polaris и *Podismopsis jacuta* Mir. (Сергеев, 1982). В межледниковья и в климатическом оптимуме голоцена, когда расширялась южнотаежная подзона (Марков и др., 1981; Monserud et al, 1993), могли расселяться такие неморальные прямокрылые, как *Prumna primnoa*. Трудно датировать проникновение в фауны и сообщества Скифской подобласти полупустынных и пустынных прямокрылых, имеющих локальные популяции на ее юге. Возможно, в ряде случаев это – реликты, сохранившиеся со времен климатического оптимума голоцена. Так, в границах современной лесостепной зоны для того времени реконструируют степные ландшафты с ксерофитной марево-полынной растительностью (Глобальные изменения..., 2008).

В Скифской подобласти, травянистые ландшафты которой на обширных территориях заменены на поля и пастбища, во второй половине XX в. прослеживаются ярко выраженные изменения в характере расселения прямокрылых, в том числе и в результате использования отдельными видами созданных человеком местообитаний. В дальнейшем, в связи с потеплением климата, эта тенденция может получить дальнейшее развитие. Ныне заметно сокращение численности ряда видов. *Aeropus sibiricus* (L.) почти полностью исчезает из сообществ прямокрылых Приангарья в связи с сельскохозяйственным освоением региона (Рубцов, Копанева, 1974). Аналогичная тенденция выявлена и на юге Западной Сибири (Скалон, 2008; наши данные). Популяция *Podisma pedestris* (L.) в окрестностях Новосибирского академгородка, видимо, исчезла (Сергеев, 1998). Исчезновение или сокращение численности видов наблюдается и в речных долинах ниже построенных и строящихся плотин вследствие зарегулирования паводков и иссушения поймы. Это, в первую очередь, относится к таким гигрофилам, как *Stethophyma grossum* (L.) и некоторым другим (Копанева и др., 1980). Тем не менее в горах юга Сибири ареалы неморальных и лесных видов могут расширяться за счет естественных и антропогенных лугов и опушек (Сергеев, 1982). Для распространения на юг эти виды могут использовать и лесополосы (Арнольди, 1952).

Виды, принадлежащие к лесостепным и степным фауногенетическим комплексам, могут распространяться на север, а также на запад и восток. Это должно быть особенно характерно для степных западноазиатских видов, связанных со злаковой, а также разреженной полынной растительностью. Вероятно, они будут расселяться по Обь-Иртышскому междуречью и переходить на правобережье Оби. Соответственно на Западно-Сибирской равнине восточные границы их ареалов должны смещаться от Прииртышско-Алтайского рубежа до Салаира. Возможность такого расселения обуславливается интенсификацией деятельности человека – предполагаемым значительным расширением участков разреженной остепненной растительности на солонцеватых почвах в результате сведения колков, перевыпаса и осушения (Региональный географический..., 1980), развитием сети дорог и т. п. Примеры такого распространения – ксерофильные *Doclostaurus brevicollis* (Ev.) и *Oedipoda caerulescens* (L.) (Сергеев, 1982, 1984а, 1987а, 1990). Наоборот, в результате орошения относительно мезо- и галофильный *Epacromius pulverulentus* (F.d.W.) может расселяться по полям (Стебаев, Насырова, 1982).

Сахаро-Гобийской подобласть. Равнины и горы этой подобласти, по крайней мере в пределах ее азиатской части, *a priori* должны существенно различаться по характеру фауно- и филоценогенеза (Правдин, Мищенко, 1980), хотя связи между ними, особенно в области контактов, очевидны. Рассмотрим поэтому отдельно равнинные территории вместе с лежащими в их пределах самостоятельными низкогорными массивами и горные поднятия, включающие обширные межгорные котловины и плато.

Формирование фауногенетических комплексов равнинно-низкогорных регионов. На равнинах и в низкогорьях востока подобласти формирование ствола аридных комплексов было, как можно думать, подготовлено установлением аридного режима сначала в Центральной (верхний мел), а затем и в Средней Азии (палеоген) (Синицын, 1962; Агаханянц, 1981; Song et al., 1984). Существенно, что северная часть современного Приаралья была в то время занята листопадными лесами (Жилин, 1984), а область, занятая аридными ландшафтами, видимо, была невелика. В связи с этим входящие в аридные комплексы таксоны прямокрылых занимали сравнительно небольшие территории с доминированием древних саванн и ксерофильных редколесий. Появление части из них было, по-видимому, связано с прибрежной полосой Тетиса, значительная роль которой в создании пустынных флор и фаун подчеркивалась неоднократно (Uvačov, 1938; Ильин, 1947; Бей-

Биенко, 1948; Мищенко, 1952а; Правдин, Мищенко, 1980). Уже в то время, судя по всему, существовали и предпосылки (становление различной ритмики выпадения осадков и поднятие горных систем) для разделения аридного ствола, по крайней мере на две крупные ветви: центральноазиатскую и западноазиатскую. Для видов, входящих в его современные комплексы, характерна связь с разреженным растительным покровом, в котором значительную роль играют кустарнички и полукустарнички. Надвидовые таксоны географически ограничены в основном пустынями Старого Света (*Thinchini*, *Dericorythini*, *Egnatiini*, *Diexini*, *Iranellini*, *Sphingonotini* и др.).

В миоцене, но уже на основе фауны древних вечнозеленых лесов, видимо, происходило и формирование фауногенетического комплекса речных долин аридных регионов. Причем это имело место главным образом на территории современной Западной Азии, где аридный климат установился позже, чем в Центральной Азии (Мурзаев, 1966). Формирование долинного комплекса прямокрылых, вероятно, было связано с образованием тугайного комплекса растительности (Камелин, 1979). Прямокрылые долинного комплекса требовательны к высокому уровню увлажнения при значительной инсоляции и адаптированы главным образом к густой растительности со значительным участием злаков или же обнаженным отрямам. Почти все они принадлежат к трибам, наиболее богато представленным в тропических и/или субтропических регионах (*Purgomorpha*, *Chrotogonini*, *Tropidopolini*, *Eupreocnemidini*, *Phlaeobini* и др.).

К концу плиоцена, как можно думать, произошло разделение центральноазиатской аридной ветви на пустынную и полупустынную, а западноазиатской — на полупустынную, северопустынную, южнопустынную, сероземнопустынную и деште-кевирскую. Вероятно, этому способствовала инсуляризация аридных регионов во время плиоценового оптимума (Глобальные изменения..., 2008). Современные их представители характеризуются преобладанием форм, живущих на поверхности почвы. Видимо, наиболее близки к исходному ариднему стволу пустынные комплексы. В центральноазиатском комплексе значительная часть видов и родов принадлежит к эндемичной для Центральной Азии группе *Filchnerellae* из трибы *Thrinchini* и к преимущественно центральноазиатской трибе *Zichyini*. По всей вероятности, они, как и группа специфичных для центральноазиатского пустынного комплекса родов из трибы *Bergiolini* (Бей-Биенко, 1951), ранее входили в состав фауны прямокрылых саванн и ксерофильных редколесий Древнего Средиземья, а во время формирования близких к современным центральноазиатским пустыням (Емельянов, 1972) адаптировались к каменистым ландшафтам не только горных склонов, но и равнин, что вообще типично для Центральной Азии. Сходные адаптации наблюдаются и у родственных таксонов, тяготеющих в Средней Азии к горным каменистым пустыням и осыпям (*Lithoxenus* В.-Биен., *Melanotmethis* Ув. и др.) (Правдин, Мищенко, 1980).

Полупустынный центральноазиатский комплекс, составляющий ядро фауны Монгольской провинции, не богат видами. Для него характерно преобладание видов трибы *Vgudemini*, в основном ограниченной Центральной Азией. Прямокрылые представленных здесь родов *Montana* Zeun. и *Calliptamus* Aud.-Serv. наиболее характерны для Средиземноморья и Западной Азии (Jago, 1963; Kaltenbach, 1971). Это свидетельствует об обогащении рассматриваемого комплекса в результате контактов с западноазиатскими ветвями аридного ствола, а также соответствующими степными ветвями (Бей-Биенко, 1948). Это могло происходить в плейстоценовую эпоху конца плиоцена, когда полупустыни Гоби сменялись сухими степями (Зубаков, Борзенкова, 1983).

Современные пустынные западноазиатские комплексы имеют несколько иной облик. В них часто значительна роль форм, тяготеющих к жизни под пологом разреженного растительного покрова. Особенно это относится к связанной в основном со Средиземноморьем трибе *Dociostaurini*. Возможно, это отражает и относительную молодость западноазиатских комплексов по сравнению с центральноазиатскими аналогами. В связи с этим отметим, что типичные терриколы свойственны в основном лишь южнопустынному комплексу. Кроме того, во всех комплексах представлены различные арбустиколы и даже граминиколы, связанные с пустынными злаками типа селина. Для каждого из них характерны виды из родов *Ochrilidia* Stål, *Eremippus* Ув., *Sphingonotus* Fieb. либо наличие близких родов из триб *Thrinchini*, *Drymadusini*, *Dociostaurini*, *Sphingonotini* и некоторых других. Это свидетельствует о тесных их связях друг с другом. Вместе с тем для северопустынного комплекса показательно присутствие кузнечиков из трибы *Zichyini*. Можно видеть, что в прошлом связи между западно- и центральноазиатскими комплексами были

немногочисленны; в основном эти ветви развивались самостоятельно. Недаром фаунистические регионы, ядрами которых являются соответствующие комплексы, различаются на высоком иерархическом уровне.

Таксономический состав полупустынного западноазиатского комплекса свидетельствует о том, что он формировался на границе степей и пустынь как Западной, так и Центральной Азии. Не случайно именно в районе современного их контакта – в полупустынях Восточного Казахстана – лежит очаг его наибольшего разнообразия.

Особенности возможного развития равнинно-низкогорных фаун и сообществ. На равнинах и в низкогорьях севера подобласти условия для формирования сообществ сложились к концу плиоцена. Отметим, что сейчас местные сообщества в пределах всех стоковых серий сложены в основном из местных эндемиков или субэндемиков. Специфичные для пустынных регионов прямокрылые обычно сменяют друг друга и в ходе сукцессий. Здесь представлена и группа видов, образующих пионерные стадии и почти не встречающихся в ценозах более поздних этапов сукцессий. В полупустынных районах, однако, заметную роль играют прямокрылые, тяготеющие к степной зоне; они часто расселены по ландшафтам очень широко и имеют высокую численность. Возможно, их проникновение шло в плейстоценовую эпоху конца плиоцена. Подчеркнем, что в Монгольской провинции в ходе сукцессионных смен роль таких видов менее заметна.

В ближайшие десятилетия в Казахстане и Монгольской провинциях, а также на севере Туранского региона, возможно расселение видов лесостепных и степных фауногенетических комплексов. Такие прямокрылые, как правило, связаны со злаками и поэтому могут широко распространяться по полям зерновых и многолетних трав (*Chorthippus albomarginatus*) (Стебаев, Насырова, 1982). Они способны использовать в качестве узких каналов расселения и системы орошения (Стебаев, Козловская, 1980; Стебаев, Насырова, 1982). На пустынных равнинах следует ожидать дальнейшего расселения по орошаемым территориям прямокрылых долинного комплекса аридных регионов и палеосубтропического комплекса (Правдин, Мищенко, 1980; Правдин, Федотова, 1983; Сергеев, Бугров, 1985). В результате в оазисах создаются аналоги сообществ так называемых висячих долин горных речек (Сергеев, 1987б). Вместе с тем возможности расселения таких прямокрылых (по сравнению со степными и лесостепными), по-видимому, ограничены, и они, в частности, слабо проникают внутрь населенных пунктов (Сергеев, 1987а).

Формирование фауногенетических комплексов горных регионов. В горах азиатской части Сахаро-Гобийской области на границе олигоцена и миоцена существовали условия для формирования ствола (или даже нескольких стволов) соответствующих горных фауногенетических комплексов. В то время на месте современных гор существовали низко- и среднегорные массивы. Здесь, в отличие от сопредельных ксеротермных районов, произрастали леса, подобные тургайским (Снишцын, 1962, 1980). Они располагались в области влияния муссонов и во флористическом отношении были сходны с современными гималайскими (Агаханянц, 1981). Для современного состава этого ствола характерно высокое разнообразие прямокрылых из свойственных горам Западной Азии и Гималаев подсемейства Gomphomastacinae и трибы Conophymatini (Uvarov, 1928; Мищенко, 1952а; Blackith, 1973).

В миоцене в этом регионе изменения, судя по всему, были незначительными (Агаханянц, 1981). Так, Копетдаг и Тянь-Шань представляли собой преимущественно низкогорные массивы, а в Памиро-Алае, Гиндукуше, Каракоруме, Гималаях началось интенсивное поднятие гор, хотя его амплитуда была не очень велика. Здесь сохранялся в основном влажный и теплый климат с определяющим влиянием муссонов. По-прежнему были развиты леса гималайского типа. Однако в конце миоцена в Памиро-Алае, особенно на его западе, началась постепенная аридизация климата. Сходные процессы и связанное с ними образование растительности типа прашибляка шли и в северо-западной части гор Средней Азии (Камелин, 1973). Можно предполагать, что как раз в связи с этой довольно ранней аридизацией в состав фаунистического ядра горных регионов подобласти вошли прямокрылые, ныне представленные монотипными или маловидовыми родами, тяготеющими в основном к нижним поясам аридных гор (*Ferganusa* Uv., *Clinomastax* B.-Bien., *Pezotmethis* Uv., *Melanotmethis* Uv., *Ferganacris* Sergeev et Bugrov, *Mizonocara* Uv.).

К концу неогена горные массивы Центральной Азии (в первую очередь Каракорум, Гималаи, Тибетское плато) достигли значительных высот, на которых началось формирование

ледников (Кузьмин и др., 2001). С мощным плиоценовым орогенезом было связано формирование на рассматриваемой территории многообразных горных комплексов. Важно отметить, что в то же время в поднимающихся горах происходила аридизация и континентализация природных условий. Площади, занятые лесами гималайского типа, сокращались. По образному выражению Агаханянца (1981), шла «медитерранизация» этого региона, которая, судя по составу прямокрылых, прослеживается даже на западе Гималаев. Очевидно, в плиоцене в состав горных фаун подобласти могли войти представители триб, тяготеющих к Средиземноморью (*Drymadusini*, *Platypleidini*, *Dociostaurini*). Это весьма типично для комплексов, связанных с Иранским нагорьем. При этом в них отсутствуют представители *Gomphomastacinae* и крайне немногочисленны *Conophymatini*.

Одновременно (в конце неогена и плиоцене) на основе уже существовавшего фаунистического ядра шло и формирование своеобразных ксерофильных групп (например, среди *Conophymatini*). Очевидно, этот процесс наиболее интенсивно происходил в низко- и среднегорьях, а также во внутренних частях горных систем, изолированных высокими хребтами от переноса влажных воздушных масс. Вместе с тем, комплексам, характерным для востока Гималаев и для Сино-Тибетских гор, свойственно присутствие специфических родов, свидетельствующих об их связях с горными среднеазиатскими (*Nepalomastax* Yamasaki), горными центральноазиатскими (*Hypernephia* Uv. и др.), аридными равнинными (крайне своеобразный представитель трибы *Sphingonotini* – *Orinhippus* Uv.), восточноазиатскими (многочисленные представители трибы *Melanoplina*) и даже тропическими регионами (своеобразные высокогорные роды из трибы *Sphenagini* и др.).

Еще один важный этап в формировании местных горных комплексов, судя по всему, связан с пльвиальной эпохой конца плиоцена (Зубаков, Борзенкова, 1983). Вероятно, именно тогда, когда полупустыни и пустыни Центральной Азии занимали небольшие площади, уступив свое место степям, а в горной северной ее части – даже лесам, произошло расселение предков современных эндемиков из трибы *Gomphocerini*. Отметим, что традиционно это проникновение датируется временем максимального оледенения (Правдин, Мищенко, 1980). Такие саранчовые, как правило, связаны с горными степями и лугами. Кроме того, они слабо представлены в самых аридизированных их частях, особенно на Копетдаге, Иранском нагорье и Тибетском плато. В целом при орогенезе, очевидно, имело место убыстрение эволюционного процесса и соответствующий интенсивный кладогенез (Симпсон, 1983), что фактически соответствует этапу так называемой некогерентной эволюции (Красилов, 1977).

Особенности возможного развития горных фаун и сообществ. С конца неогена, вероятно, шло внедрение в горные комплексы групп прямокрылых, характерных для равнинных пустынь и полупустынь. Это особенно существенно для Копетдага и Иранского нагорья (см. Агаханянец, 1981), но прослеживается и во многих других горных районах, особенно аридизированных. Следы таких расселений обнаруживаются, в первую очередь, в области непосредственных контактов равнинных и горных регионов. В результате представители центральноазиатских комплексов встречаются главным образом в горах, окружающих Гоби и Алашань, и достаточно редки в Тянь-Шане и Памиро-Алае. Напротив, широко распространенные прямокрылые из западноазиатских комплексов [*Dociostaurus tartarus* (Stshelk.), *Sphingonotus rubescens* (F. Walk.), *S. nebulosus* (F.-W.) и др.] нередко весьма обычны в том же Памиро-Алае. Интересно, что вторжение видов, в общем тяготеющих к полупустыням, видимо, происходило раньше, ближе к началу плейстоцена, в результате у некоторых из них в горах Памиро-Алая сформировались четко обособленные подвиды (например, *Calliptamus italicus reductus* Rme.). Кроме того, очевидно, что во время похолоданий эпохи плейстоцена происходило неоднократное смещение на юг областей распространения некоторых прямокрылых, связанных со степями. Присутствие этих прямокрылых достаточно характерно для высотных поясов с ярко выраженным остепнением, особенно в Тянь-Шане, но некоторые из них [*Arcyptera microptera* (F.-W.), *Stauroderus scalaris* (F.-W.), *Oedaleus decorus* (Germ.)] расселились существенно южнее – до Памира.

Вышесказанное позволяет утверждать, что условия для формирования сообществ прямокрылых современных типов в горах азиатской части Сахаро-Гобийской подобласти существовали уже в конце плиоцена–начале плейстоцена. По крайней мере в то время там были представлены все основные типы растительности (Агаханянец, 1981 и др.). Современные

сообщества прямокрылых либо образованы эндемиками и субэндемиками, либо в них значительна роль таксонов, широко расселенных в пустынях Средней Азии или в степях и лесостепях Скифской подобласти. Достаточно сложно оценить перспективы развития этих горных фаун и сообществ. Можно думать, что в связи со сложностью рельефа осваиваться они будут менее интенсивно, поэтому изменения должны быть менее заметными, чем в других регионах. Вместе с тем, в результате пастбищной дигрессии в верхних поясах возможно падение численности и исчезновение локальных популяций высоко- и среднегорных эндемиков. Гибель группировок долинных и, в меньшей степени, горно-склоновых прямокрылых должна происходить и в результате сооружения водохранилищ. В то же время создание мелиоративных систем может приводить к расселению мезо- и галофилов.

Заключение

Итак, использование актуалистических данных по распределению прямокрылых и их сообществ в сочетании с палеогеографическими реконструкциями позволяет оценить основные этапы и пути становления фаун и населения этих насекомых. Бросается в глаза яркая историческая специфика каждого крупного региона. В общем можно говорить о географичности фауно- и филоценогенеза, выражающейся в первую очередь в определяющей роли развивающейся физико-географической среды, а также во взаимодополняющем значении миграций и формообразования (Агаханянц, 1981). В Маньчжурской и Сахаро-Гобийской подобластях, характеризующихся высоким таксономическим многообразием прямокрылых, в том числе хорошо выраженными центрами разнообразия и очагами эндемизма, основные фаунистические ядра могли сформироваться достаточно давно, еще в раннем миоцене. Более поздние влияния прослеживаются менее четко, в основном в пограничных выделах. Однако, если основной тенденцией развития фауны палеарктического типа на протяжении нео- и антропогена было сокращение занимаемой ею площади и смещение ее северных границ на юго-восток, то аридные регионы с присущими им фаунами расширялись и дифференцировались. В отличие от равнинной части Сахаро-Гобийской области в горах Западной и Центральной Азии выявляется более сложная картина. Можно предполагать, что основные фаунистические ядра этих регионов складывались в течение миоцена–плиоцена, по крайней мере в три этапа. Первый (начало миоцена) был связан с фауной лесов гималайского типа, второй (конец миоцена–плиоцен) – с проникновением в горные районы прямокрылых, связанных с аридными регионами и давших ксеромонтанных эндемиков, и, наконец, третий (конец плиоцена) – с расселением с севера степных и лесостепных представителей трибы *Gomphoceritini* и последующим интенсивным формообразованием этих саранчовых в высоко- и среднегорьях. Особенности фауно- и филоценогенеза прямокрылых в высоких горах Центральной Азии определялись, преимущественно, поднятием и эрозионным расчленением горных массивов.

Фауна Скифской подобласти, судя по всему, начала складываться не ранее миоцена. И хотя в ее состав позже входили и прямокрылые, связанные с соседними регионами, но расселялись они в основном по аazonальным стациям. Фаунистическое ядро подобласти в целом характеризуется относительной стабильностью, которая обеспечивается широким ландшафтным расселением и участием во всех этапах сукцессионных процессов входящих в него видов. Фауны северных подобластей (Евросибирской и, особенно, Арктической) сложились, видимо, недавно, не ранее конца плейстоцена. Слабо развитое ядро Евросибирской подобласти по времени возникновения может быть связано с концом плиоцена. Основной же фон здесь, как и в Арктической подобласти, формируется широко распространенными прямокрылыми, которые, вероятно, расселялись по перигляциальным степям. Вместе с тем в пределах внетропической Азии, несмотря на отмеченную выше разнородность крупных фаунистических выделов, прослеживаются и некоторые общие черты фауно- и филоценогенеза. Это отражает общий характер развития природы рассматриваемого региона (Синицын, 1980; Зубаков, Борзенкова,

1983) и во многом совпадает с фауногенетическими реконструкциями, выполненными для других групп насекомых (Крыжановский, 1965; Фалькович, 1979; Золотаренко, 1981 и др.).

Для этапа развития фаун прямокрылых, предшествующего неогену, можно предположить становление всех основных стволов, приведших к большинству современных фауногенетических комплексов внутритропической Азии. Во второй половине миоцена главным эколого-географическим трендом было резкое расширение районов преобладания травянистых ландшафтов. Это привело к обособлению степной зоны и способствовало формированию соответствующей фауны прямокрылых. На протяжении плиоцена на фоне нарастающей континентализации климата, а также в связи с мощным орогенезом, шло расчленение существующих фаунистических совокупностей, сопровождающееся как вымиранием отдельных таксонов прямокрылых, так и интенсивным формообразованием в ряде групп. Подчеркнем вероятное значение пльовиальной эпохи конца плиоцена, когда в горы Западной и Центральной Азии могли проникнуть предки современных эндемиков из трибы Gomphocerini. Существенно и то, что в конце плиоцена в южной половине региона формируются условия для появления всех сообществ современного типа. Современный характер распределения видов, особенно на севере внутритропической Азии, определялся в значительной степени событиями плейстоцена, когда границы природных зон существенно смещались, и, кроме того, были развиты своеобразные перигляциальные ландшафты. Можно предполагать, что именно по ним расселялись на север и северо-восток многие современные лесостепные и степные прямокрылые, которые, как правило, образуют местные сообщества этих насекомых.

Прогнозируемые в ближайшие десятилетия климатические перемены и деятельность человека могут привести к изменениям в распространении и ландшафтном распределении прямокрылых, особенно в степных, лесостепных и полупустынных регионах. Возможны как сокращение ареалов и падение обилия одних видов (особенно узкоэндемичных и стенобионтных), так и распространение и нарастание численности других. Среди последних многие являются потенциальными вредителями (Мищенко, 1972). Их адаптации позволяют использовать для расселения разнообразные антропогенные экологические комплексы и полуприродные экосистемы: перевыбитые участки, придорожные полосы (Сергеев, 1982, 1987а, б), солончаки и луговины, возникающие вдоль оросительных каналов (Стебаев, Насырова, 1982; Сергеев, 1987б), остепненные поймы рек ниже плотин. В горах возможно использование каменистых склонов (Сергеев, 1982). Известны случаи и непосредственного расселения вместе с человеком (Рузский, 1946, и др.). В целом наиболее общей тенденцией изменения сообществ прямокрылых под влиянием деятельности человека, уже описанной многими авторами (Четьркина, 1958; Медведев С. И., 1959; Гусева, Крицкая, 1970; Присный, 1976; Рубцов, Копанева, 1974) и наблюдаемой нами, является их ксеротизация.

Что касается более отдаленных перспектив, то в условиях глобального потепления и прогнозируемого сдвига природных зон на север можно ожидать и существенных изменений в распределении как видов, так и сообществ прямокрылых. Скорость изменений при этом может быть настолько высокой, что вероятно элиминация одних видов и резкое расширение ареалов других. Это должно привести к разрушению фауногенетических комплексов и к разрыву систем взаимосвязанных популяционных группировок внутри ареалов многих видов. В результате возможны вспышки массового размножения ранее малочисленных видов, например саранчовых из трибы Melanoplina. Для представителей степных, полупустынных и пустынных комплексов в ходе потепления будут улучшаться условия для распространения на север по сильно выбитым участкам, залежам, придорожным полосам и другим ксеротермным местообитаниям. Первые следы подобных изменений уже зафиксированы на юге Западной Сибири (Сергеев, 2004; Скалон, 2008).

Исследование выполнено благодаря частичной финансовой поддержке РФФИ (гранты № 07-04-00341 и № 08-04-92228), программ "Развитие научного потенциала высшей школы" (проект № 2.2.3.1/1557) и «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» (контракт № 02.740.11.0277).

Литература

- А г а х а н я н ц О. Е. 1981. *Аридные горы СССР: Природа и географические модели флорогенеза*. М. Мысль. 270 с.
- А л е х и н В. В. 1915. Типы русских степей. *Известия Императорского Санкт-Петербургского ботанического сада*. **15**(3–4): 405–432.
- А л е х и н В. В., К у д р я ш о в Л. В., Г о в о р у х и н В. С. 1961. *География растений с основами ботаники*. М. Учпедгиз. 532 с.
- А р н о л ь д и К. В. 1952. К выяснению зональных закономерностей образования новых группировок насекомых и заселения лесопосадок ксерофильными видами при степном лесоразведении. *Зоологический журнал*. **31**(3): 329–346.
- А ф а н а с ь е в А. В. 1960. *Зоогеография Казахстана (на основе распространения млекопитающих)*. Алма-Ата. Изд-во АН КазССР. 259 с.
- Б а р т е н е в А. Н. 1938. К теории ареалов и границ в зоогеографии. *Ученые записки Казахского государственного университета*. **1**: 29–43.
- Б е й - Б и е н к о Г. Я. 1930. К вопросу о зонально-экологическом распределении саранчовых (Orthoptera, Acrididae) в Западно-Сибирской и Зайсанской низменностях. *Труды по защите растений. Серия энтомологическая*. **1**(1): 51–90.
- Б е й - Б и е н к о Г. Я. 1948. Прямокрылые – Orthoptera и кожистокрылые – Dermaptera. *Животный мир СССР. Т. 2. Зона пустынь*. М.–Л. Изд-во АН СССР: 270–291.
- Б е й - Б и е н к о Г. Я. 1950. Прямокрылые – Orthoptera и кожистокрылые – Dermaptera. *Животный мир СССР. Т. 3. Зона степей*. М.–Л. Изд-во АН СССР: 379–423.
- Б е й - Б и е н к о Г. Я. 1951. Исследования по кузнечиковым (Orthoptera, Tettigoniidae) Союза ССР и сопредельных стран. *Труды Всесоюзного энтомологического общества*. **43**: 129–170.
- Б е й - Б и е н к о Г. Я. 1953. Прямокрылые – Orthoptera и кожистокрылые – Dermaptera. *Животный мир СССР. Т. 4. Лесная зона*. М.–Л. Изд-во АН СССР : 527–552.
- Б е й - Б и е н к о Г. Я. 1959. Принцип смены стадий и проблема начальной дивергенции видов. *Журнал общей биологии*. **20**(5): 351–358.
- Б е й - Б и е н к о Г. Я. 1966. Смена местообитаний наземными организмами как биологический принцип. *Журнал общей биологии*. **27**(1): 5–20.
- Б е р м а н Д. И., М о р д к о в и ч В. Г. 1979. Энтомологические особенности приполярных степей Якутии. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологии*. **84**(1): 39–45.
- Б у д ы к о М. И. 1982. *Изменения окружающей среды и смены последовательных фаун*. Л. Гидрометеиздат. 77 с.
- В а л ь т е р Г. 1982. *Общая геоботаника*. М. Мир. 261 с.
- В а р г а З. 1976. Зоогеографическое расчленение палеарктической ореальной фауны. *Журнал общей биологии*. **37**(5): 660–678.
- В д о в и н В. В. 1976. *Основные этапы развития рельефа*. М. Наука. 270 с.
- Г а д ж и е в И. М. 1981. *Эволюция почв южной тайги Западной Сибири. Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук*. Новосибирск. 56 с.
- Г е р а с и м о в И. П. 1951. Происхождение природы современных географических зон на территории СССР. *Известия АН СССР. Серия географическая*. **2**: 3–16.
- Глобальные изменения климата и природной среды позднего кайнозоя в Сибири*. 2008. Новосибирск. Изд-во СО РАН. 511 с.
- Г о л ь б е р т А. В. 1987. *Основы региональной палеоклиматологии*. М. Недра. 222 с.
- Г у с е в а В. С., К р и ц к а я И. Г. 1970. Изменения в фауне саранчовых за последние полвека в заповедниках степной зоны европейской части СССР. *Ученые записки Московского государственного педагогического института*. **394**: 64–73.
- Е м е л ь я н о в А. Ф. 1972. Обзор взглядов на историю формирования биоты центрально-азиатских пустынь. *Насекомые Монголии. Вып. 1*. Л. Наука: 11–49.
- Е м е л ь я н о в А. Ф. 1974. Предложения по классификации и номенклатуре ареалов. *Энтомологическое обозрение*. **53**(3): 497–552.
- Е с ь к о в К. Ю. 1984. Дрейф континентов и проблемы исторической биогеографии. *Фауногенез и филоценогенез*. М. Наука: 24–92.
- Ж е р и х и н В. В. 1978. *Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые)*. М. Наука. 198 с.
- Ж и л и н С. Г. 1984. *Основные этапы формирования умеренной лесной флоры в олигоцене–раннем миоцене Казахстана*. Л. Наука. 111 с.

- Заренков Н. А. 1988. *Теоретическая биология*. М. Изд-во МГУ. 213 с.
- Золотаренко Г. С. 1981. Основные этапы эволюции высших чешуекрылых на примере сибирской фауны. *Фауна и экология членистоногих Сибири*. Новосибирск. Наука: 44–50.
- Зубаков В. А., Борзенкова И. И. 1983. *Палеоклиматы позднего кайнозоя*. Л. Гидрометеиздат. 216 с.
- Ильин М. М. 1947. Флоры литоралей и пустынь в их взаимосвязи. *Современная ботаника*. **15**(5): 249–267.
- Исаков Ю. А., Казанская Н. С., Панфилов Д. В. 1980. *Зональные закономерности динамики экосистем*. М. Наука. 150 с.
- Историческое развитие класса насекомых*. 1980. М. Наука. 269 с.
- Казакова И. Г. 1988. *Основные направления морфоадаптогенеза органов питания прямокрылых насекомых. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук*. Новосибирск. 20 с.
- Камелин Р. И. 1973. *Флорогенетический анализ естественной флоры гор Средней Азии*. Л. Наука. 355 с.
- Камелин Р. И. 1979. *Кухистанский округ горной Средней Азии: ботанико-географический анализ*. Л. Наука. 117 с.
- Камелин Р. И. 1990. *Флора Сырдарьинского Каратау: материалы к флористическому районированию Средней Азии*. Л. Наука. 146 с.
- Копанева Л. М., Надворный В. Г., Стебаев И. В. 1980. Распределение прямокрылых в долинах рек в связи с комплексным подходом к охране энтомофауны и защите растений на примере Днепра и Иртыша. *Исследования по энтомологии и акарологии на Украине*. Киев: 36–38.
- Красилов В. А. 1977. *Эволюция и биостратиграфия*. М. Наука. 256 с.
- Крестов П. В., Баркалов В. Ю., Омелько А. М., Якубов В. В., Накамура Ю., Сато К. 2009. Реликтовые комплексы растительности современных рефугиумов Северо-Восточной Азии. *Комаровские чтения*. **56**: 5–63.
- Криштофович А. Н. 1955. Развитие ботанико-географических областей Северного полушария с начала третичного периода. *Вопросы геологии Азии*. Т. 2. М.: 824–844.
- Крыжановский О. Л. 1965. *Состав и происхождение наземной фауны Средней Азии*. М.–Л. Наука. 419 с.
- Кузьмин М. И., Карабанов Е. Б., Прокопенко А. А., Безрукова Е. В., Хурсевич Г. К., Гелетий В. Ф., Хомутова М. Ю., Кербер Е. В., Бычинский В. А. 2001. Ритмы позднего кайнозоя и климатические вариации Азии по данным глубоководного бурения дна озера Байкал. *Глобальные изменения природной среды – 2001*. Новосибирск: Изд-во СО РАН: 146–159.
- Куренцов А. И. 1965. *Зоогеография Приамурья*. М.–Л. Наука. 128 с.
- Куренцов А. И. 1974. *Зоогеография Дальнего Востока СССР на примере распространения чешуекрылых – Rhopalocera*. Новосибирск. Наука. 158 с.
- Кучерук В. В. 1959. Степной фаунистический комплекс млекопитающих и его место в фауне Палеарктики. *География населения наземных животных и методы его изучения*. М.: 45–87.
- Лавренко Е. М. 1951. Возраст ботанических областей внутритропической Азии. *Известия АН СССР. Серия географическая*. **2**: 17–28.
- Лавренко Е. М. 1954. Степи Евразийской степной области, их география, динамика и история. *Вопросы ботаники. Сб. 1*. М.–Л. Изд-во АН СССР: 157–194.
- Лавренко Е. М. 1981. О растительности плейстоценовых перигляциальных степей СССР. *Ботанический журнал*. **66**(3): 313–327.
- Марков К. К., Бурашникова Т. А., Муратова М. В., Суетова И. А. 1981. Климатическая модель и географические зоны времени голоценового оптимума на территории СССР. В кн.: *Антропогенные факторы в истории развития современных экосистем*. М. Наука: 230–240.
- Матюшкин Е. Н. 1982. Региональная дифференциация лесной фауны Палеарктики в прошлом и настоящем. *Теоретические и прикладные аспекты биогеографии*. М. Наука: 59–80.
- Медведев Л. Н. 1979. Колеоптерологический анализ. *Частные методы изучения истории современных экосистем*. М. Наука: 128–135.
- Медведев С. И. 1959. Основные черты изменения энтомофауны Украины в связи с формированием культурного ландшафта. *Зоологический журнал*. **38**(1): 54–68.
- Мищенко Л. Л. 1952а. Саранчовые (*Catantopinae*). *Насекомые прямокрылые. Фауна СССР. Т. IV, вып. 2*. М.–Л. Изд-во АН СССР. 610 с.
- Мищенко Л. Л. 1952б. Новые виды кузнечиков (Orthoptera, Tettigoniidae) из Таджикистана. *Энтомологическое обозрение*. **32**: 254–260.
- Мищенко Л. Л. 1972. Отряд Orthoptera (Saltatoria) – Прямокрылые (Прыгающие прямокрылые). *Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур. Т. 1*. Л. Наука: 16–115.
- Мищенко Л. Л. 1973. Саранчовые рода *Ecliphleps* Serg. Tarb. (Orthoptera, Acrididae). *Энтомологическое обозрение*. **52**(1): 94–107.

- Мурзаев Э. М. 1966. *Природа Синьцзяна и формирование пустынь Центральной Азии*. М. Наука. 382 с.
- Никольский Г. В. 1947. О биологической специфике фаунистических комплексов и значении ее анализа для зоогеографии. *Зоологический журнал*. **26**(3): 221–232.
- Никольский Г. В. 1951. О методике зоогеографических исследований (биологический метод в зоогеографии). *Вопросы географии. Сб. 24*. М. Мысль: 263–275.
- Павер К. Л. 1979. Значение субфоссильных популяций для разработки эволюционных проблем. *Вопросы развития эволюционной теории в XX веке*. Л. Наука: 4–11.
- Панфилов Д. В. 1960. Роль исторического метода в разработке единого биогеографического районирования на биоценотической основе. *Материалы к Конференции по вопросам зоогеографии суши. Тезисы докладов*. Алма-Ата: 101–103.
- Пидопличко И. Г. 1950. История фауны степей. *Животный мир СССР. Т. 3. Зона степей*. М.–Л. Изд-во АН СССР: 492–526.
- Попов М. Г. 1963. *Основы флорогенетики*. М. Изд-во АН СССР. 135 с.
- Попова Л. И., Сергеев М. Г. 1983. Изменение сообществ прямокрылых насекомых Верхнего и Среднего Приамурья в связи с хозяйственной деятельностью человека. *Охрана живой природы*. М.: 170–172.
- Правдин Ф. Н., Мищенко Л. Л. 1980. *Формирование и эволюция экологических фаун насекомых в Средней Азии*. М. Наука. 156 с.
- Правдин Ф. Н., Федотова Е. Л. 1983. Формирование экологической фауны ортоптероидных насекомых в оазисах Средней Азии в результате хозяйственной деятельности человека. *Биологические науки*. **6**: 5–21.
- Присный А. И. 1976. Некоторые черты изменения ортоптерофауны Харьковской области за последние 100 лет. *Вестник Харьковского университета*. **135**: 92–94.
- Проханов Я. И. 1965. Возникновение двудольных многолетних трав (факты и гипотезы). *Труды Московского общества испытателей природы. Отделение биологии*. **13**: 111–123.
- Пшеницына Л. Б. 1987. *Пищевая избирательности саранчовых в связи с из воздействием на степные фитоценозы. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук*. Новосибирск. 18 с.
- Региональный географический прогноз. Вып. 2*. 1980. М. Изд-во МГУ. 206 с.
- Рубцов И. А., Копанева Л. М. 1974. Местообитания и условия массового размножения саранчовых Приангарья. *Труды Всесоюзного энтомологического общества*. **57**: 86–97.
- Русский М. И. 1946. Зоодинамика Барабинской степи. *Труды Томского университета*. **97**: 17–68.
- Свиточ А. А. 1987. *Палеогеография плейстоцена*. М. Изд-во МГУ. 188 с.
- Сергеев М. Г. 1978. Сравнительная характеристика фауны и населения саранчовых остепненных ландшафтов Дальнего Востока СССР. *Материалы Всесоюзной научной студенческой конференции. Биология*. Новосибирск. Новосибирский университет: 102–107.
- Сергеев М. Г. 1982. Новые места нахождения прямокрылых (Orthoptera) в Сибири и их возможное зоогеографическое значение. Сообщение 1. *Полезные и вредные насекомые Сибири*. Новосибирск. Наука: 42–46.
- Сергеев М. Г. 1984а. Особенности сообществ и популяционных структур прямокрылых насекомых (Insecta, Orthoptera) в условиях города диффузного типа (на примере Новосибирского академгородка). *Известия Сибирского отделения АН СССР. Серия биологических наук*. **13**(2): 122–125.
- Сергеев М. Г. 1984б. Фауногенетические комплексы прямокрылых насекомых Северной и Центральной Азии. *VIII Всесоюзная зоогеографическая конференция. Тезисы докладов*. М.: 239–240.
- Сергеев М. Г. 1986. *Закономерности распространения прямокрылых насекомых Северной Азии*. Новосибирск. Наука. 237 с.
- Сергеев М. Г. 1987а. Закономерности формирования сообществ прямокрылых насекомых в урбоценозах. *Журнал общей биологии*. **48**(2): 230–237.
- Сергеев М. Г. 1987б. Изменение состава и численности саранчовых в пустынных агроценозах Юго-Западного Таджикистана. *Проблемы освоения пустынь*. **2**: 72–75.
- Сергеев М. Г. 1990. Новые места нахождения прямокрылых (Orthoptera) в Сибири и их возможное зоогеографическое значение. Сообщение 3. *Редкие гельминты, клещи и насекомые*. Новосибирск. Наука: 51–54.
- Сергеев М. Г. 2004. Новые данные о прямокрылых (Orthoptera) окрестностей Новосибирска. *Евразийский энтомологический журнал*. **3**(3): 173–174.
- Сергеев М. Г., Бугров А. Г. 1985. Прямокрылые насекомые в агроценозах Юго-Западного Таджикистана. Предварительное сообщение. *Антропогенные воздействия на сообщества насекомых*. Новосибирск. Наука: 134–138.
- Симпсон Дж. 1983. *Великоленная изоляция*. М. Мир. 256 с.

- С и н и ц ы н В. М. 1962. *Палеогеография Азии*. М.–Л. Изд-во АН СССР. 268 с.
- С и н и ц ы н В. М. 1980. *Введение в палеоклиматологию*. Л. Недра. 248 с.
- С к а л о н О. Н. 2008. Изменения в фауне и распространении прямокрылых (Orthoptera) Кузнецко-Салаирской горной области в XX веке. *Евразийский энтомологический журнал*. 7(1): 66–67.
- С о б о л е в Н. Н., О м е л ь ч е н к о Л. В. 1981. Сопоставление морфологических и поведенческих особенностей саранчовых в использовании арены жизни. В кн: *Вопросы экологии. Поведение и экология насекомых, связанных с агробиогеоценозами*. Новосибирск. Новосибирский университет: 39–57.
- С о ч а в а В. Б. 1980. *Географические аспекты сибирской тайги*. Новосибирск. Наука. 256 с.
- С т е б а е в И. В., Б у г р о в А. Г., В ы с о ц к а я Л. В. 1984а. Анализ филогенетических отношений короткоусых прямокрылых (Orthoptera, Caelifera, Eumastacoidea и Acridoidea) фауны СССР на основании синтеза цитогенетических, таксономических и экологических данных. *Журнал общей биологии*. 45(4): 456–471.
- С т е б а е в И. В., Б у г р о в А. Г., В ы с о ц к а я Л. В., К а з а к о в а И. Г., П ш е н и ц ы н а Л. Б., С е р г е е в М. Г., С о б о л е в Н. Н. 1984б. История населения прямокрылых насекомых травянистых экосистем юга Сибири и сопредельных территорий. *VIII Всесоюзная зоогеографическая конференция. Тезисы докладов*. М.: 249–250.
- С т е б а е в И. В., К о з л о в с к а я Е. Б. 1980. Закономерности количественного распределения комплексов вредных степных и луговых саранчовых Прииртышья и Юго-Восточного Казахстана в связи с районированием их потенциально вредоносной деятельности. *Вопросы экологии*. 6: 31–51.
- С т е б а е в И. В., Н а с ы р о в а С. Г. 1982. Динамика многовидовых сообществ саранчовых в условиях агроландшафта целинных и орошаемых земель Казахстана и Киргизии. *Формирование животного и микробного населения агроценозов*. М. Наука: 59–60.
- С у ш к и н П. П. 1925. Зоологические области Средней Сибири и ближайших частей Нагорной Азии и опыт истории современной фауны Палеарктической Азии. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологии*. 34: 7–86.
- Т о к г а е в Т. 1972. *Фауна и экология саранчовых Туркмении*. Ашхабад. Ылым. 220 с.
- Т о л м а ч е в А. И. 1974. *Введение в географию растений*. Л. Изд-во ЛГУ. 244 с.
- Ф а л ь к о в и ч М. И. 1979. Сезонное развитие пустынных чешуекрылых (Lepidoptera) Средней Азии и его историко-фаунистический анализ. *Энтомологическое обозрение*. 58(2): 260–281.
- Ч е р н о в Ю. И. 1984а. Эволюционный процесс и историческое развитие сообществ. *Фауногенез и филоценогенез*. М. Наука: 5–23.
- Ч е р н о в Ю. И. 1984б. Биологические предпосылки освоения арктической среды организмами различных таксонов. *Фауногенез и филоценогенез*. М. Наука: 154–174.
- Ч е т ы р к и н а И. А. 1958. Прус, или итальянская саранча (*Calliptamus italicus* L.) в Восточном Казахстане. *Труды Всесоюзного энтомологического общества*. 46: 5–67.
- Ш а р о в А. А. 1968. *Филогения ортоптероидных насекомых*. М. Мысль. 217 с.
- Ш в а р ц С. С. 1980. *Экологические закономерности эволюции*. М. Наука. 278 с.
- Ш т е г м а н Б. К. 1936. О принципах зоогеографического деления Палеарктики на основе изучения типов орнитофауны. *Известия АН СССР. Отделение математических и естественных наук. Серия биологическая*. 2/3: 524–563.
- Ш т е г м а н Б. К. 1950. О путях формирования фаун и методах их изучения. *Известия Всесоюзного географического общества*. 82(4): 392–395.
- Ю р ц е в Б. А. 1981. *Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии (Проблемы реконструкции криоксеротических ландшафтов Берингии)*. Новосибирск. Наука. 168 с.
- Я с а м а н о в Н. А. 1985. *Древние климаты Земли*. Л. Гидрометеиздат. 295 с.
- В l a c k i t h R. E. 1973. Clues to the Mesozoic evolution of the Eumastacidae. *Acrida*. 2: 5–18.
- C h o r a r d L. 1928. La faune des Orthoptères des montagnes des Etats-Unis et ses rapports avec la faune paléarctique. *Contribution a l'étude du peuplement des Hautes Montagnes*. Paris. Paul Lechevalier: 1–8.
- C o o p e G. R. 1977. Fossil coleopteran assemblages as sensitive indicators of climatic changes during the Devensian (Last) cold stage. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. 280: 313–337.
- D u b a t o l o v V. V., K o s t e r i n O. E. 2000. Nemoral species of Lepidoptera (Insecta) in Siberia: a novel view on their history and the timing of their range disjunctions. *Entomologica Fennica*. 11: 141–166.
- G a l v a g n i A. 1986. Attuale struttura sistematica del genere *Miramella* Dovnar-Zapolskij, 1933, e proposta per una sua scomposizione in piu generi (Insecta: Caelifera: Catantopidae: Catantopinae). *Atti delle Accademia Roveretana degli Agiati*. A. 23. S. VI. 25(B): 67–84.
- G o r o c h o v A. V. 2001. The most interesting finds of orthopteroid insects at the end of the 20th century and a new recent genus and species. *Journal of Orthoptera Research*. 10(2): 353–367.

- J a g o N. D. 1963. A revision of the genus *Calliptamus* Serville (Orthoptera: Acrididae). *Bulletin of the British Museum (Natural History)*. **13**(9): 289–350.
- K a l t e n b a c h A. 1971. Geographische Verbreitung und Arten-Verteilung der Decticinae in der palaearktischen Region (Saltatoria, Tettigoniidae). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*. **75**: 453–459.
- L a G r e c a M., M e s s i n a A. 1979. Origine et évolution des orthoptères des hautes montagnes de Grèce. *Acrida*. **8**(4): 227–240.
- L a t t i n G., de. 1967. *Grundriss der Zoogeographie*. Jena. VEB Gustav Fischer Verlag. 602 S.
- L i X i w e n, S u n X i a n g j u n, W a l k e r D. 1984. The potential for palaeobotany in the explanation of China's plant geography. *Evolution of East Asia Environment. Vol. 2. Palaeobotany, Palaeozoology and Palaeoanthropology et al. Proceedings of the International Conference*. Hong Kong: 433–447.
- M i s t s h e n k o L. L. 1936. Orthoptera palaeartica critica. XII. Revision of Palaeartic species of the genus *Sphingonotus* Fieber (Orth. Acrid.). *Eos*. **12**: 5–282.
- M o n s e r u d R. A., D e n i s s e n k o O. V., T c h e b a k o v a N. M. 1993. Comparison of Siberian paleovegetation to current and future vegetation under climate change. *Climate Research*. **3**: 143–159.
- M o r r i s G. K., G w y n n e D. T. 1978. Geographical distribution and biological observations of *Cyphoderris* (Orthoptera: Haglidae) with a description of a new species. *Psyche*. **85**(2–3): 147–167.
- R a m m e W. 1951. Zur Systematik, Faunistik und Biologie der Orthopteren von Südost Europa und Vorderasien. *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin*. **27**: 1–431.
- R e h n J. A. G. 1938. On the relationship of the nearctic genus *Dracotettix* (Orthoptera: Acrididae). *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. **90**: 123–132.
- S e r g e e v M. G. 1992. Distribution patterns of Orthoptera in North and Central Asia. *Journal of Orthoptera Research*. **1**: 14–24.
- S e r g e e v M. G. 1993. The general distribution of Orthoptera in the main zoogeographical regions of North and Central Asia. *Acta Zoologica Cracoviensia*. **36**(1): 53–76.
- S e r g e e v M. G. 1998. Conservation of orthopteran biological diversity relative to landscape change in temperate Eurasia. *Journal of Insect Conservation*. **2**(3/4): 247–252.
- S o n g Z h i c h e n, L i H a o m i n, Z h e n g Y a h u i, L i u G e n g w u. 1984. The Miocene floristic regions of East Asia. *Evolution of East Asia Environment. Vol. 2. Palaeobotany, Palaeozoology and Palaeoanthropology et al. Proceedings of the International Conference*. Hong Kong: 448–460.
- U v a r o v B. P. 1921. Three new alpine Orthoptera from Central Asia. *Journal of the Bombay Natural History Society*. **28**(1): 71–75.
- U v a r o v B. P. 1928. Orthoptera of the mountains of Palaeartic region. *Mémoires de la Société de Biogéographie de Paris*. **2**: 135–141.
- U v a r o v B. P. 1929. Composition and origin of the palaeartic fauna of Orthoptera. *Proceedings of the X International Congress of Zoology. Sect. 8*. Budapest: 1516–1524.
- U v a r o v B. P. 1937a. A new method in biogeography. *Nature*. **139**(3516): 492–494.
- U v a r o v B. P. 1937b. A representative of an Old World subfamily of Acrididae in south-western North America. *Pan-Pacific Entomologist*. **13**(3): 97–100.
- U v a r o v B. P. 1938. Ecological and biogeographical relations of eremian Acrididae. *Mémoires de la Société de Biogéographie de Paris*. **6**: 231–273.
- U v a r o v B. P. 1953. Some effects of past climatic changes on the distribution of African Acrididae. *Transactions of the IX International Congress of Entomology. Vol. 2*. Amsterdam: 157–158.
- V a r g a Z. 1977. Das Prinzip der areal-analytischen Methode in der Zoogeographia und die Faunen-elemente – Einteilung der europäischen Tagschmetterlinge (Lepidoptera: Diurna). *Acta Biologica Debrecenica*. **14**: 223–285.
- W a n g X i a n z e n g. 1984. The palaeoenvironment of China from the Tertiary. *Evolution of East Asia Environment. Vol. 2. Palaeobotany, Palaeozoology and Palaeoanthropology et al. Proceedings of the International Conference*. Hong Kong, P. 472–482.
- Z e u n e r F. E. 1934. Die Orthopteren aus der diluvialen Neshornschicht von Starunia (polnische Karpathen). *Starunia*. **3**: 1–17.
- Z e u n e r F. E. 1941. The classification of the Decticinae hitherto included in *Platycleis* Fieb. or *Metrioptera* Wesm. (Orthoptera, Saltatoria). *Transactions of the Royal Entomological Society of London*. **91**(1): 1–50.
- Z e u n e r F. E. 1942. The fossil Acrididae (Orth. Salt.) Part II. Oedipodinae. *Annals and Magazine of Natural History. Ser. 11*. **9**: 128–134.